植 物 分 类 学 报 30 (3) : 279—288 (1992)
Acta Phytotaxonomica Sinica

核型不对称性的一种定量测定法及其在进化研究中的应用

熊治廷*
(中国科学院武汉植物研究所，武汉 430074)

洪德元
(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室，北京 100093)

陈瑞阳
(南开大学生物系，天津 300071)

A QUANTITATIVE METHOD MEASURING KARYOTYPE ASYMMETRY AND ITS APPLICATION TO EVOLUTIONARY STUDY

* XIONG ZHI-TING
(*Wuhan Institute of Botany, Academia Sinica, Wuhan* 430074)

HONG DE-YUAN
(*Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing* 100093)

CHEN RUI-YANG
(*Department of Biology, Nankai University, Tianjin* 300071)

Abstract Proposed in this paper is a quantitative method which can be effectively used for measuring karyotype asymmetry of chromosome complements. As well known, karyotype symmetry of a complement is determined by arm ratios and relative lengths. We define the karyotype as a theoretical symmetrical karyotype in which all chromosome arm ratios are 1 and all chromosomes are equal in length. An observed complement can be assumed to have a corresponding theoretical symmetrical karyotype, and different complements with the same ploidy and the same basic number share a common theoretical symmetrical karyotype. Therefore, to measure the karyotype asymmetry of an observed complement only requires determining the differences in both arm ratios and relative lengths between the observed karyotype and its corresponding theoretical symmetrical karyotype.

Based on this idea, and employing absolute value distance to measure the difference in

本文承蒙李懋学先生审阅，并提出宝贵意见，谨致谢忱。

* 现在地址：中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室。

1990.01.07 收稿。

symmetry two formulas for measuring asymmetry respectively in arm ratio and relative length are developed as follows:

$$D_c = \frac{m}{k} \sum_{i=1}^{\frac{kx}{m}} \left(1 - \frac{1}{r_i}\right),$$

$$D_t = \sum_{i=1}^{\frac{kx}{m}} \left| l_i - \frac{mL}{kx} \right|.$$

Here r is arm ratio (long / short); *L*is relative length (long+short); k is ploidy; x is basic chromosome number; m is the number of homologous chromosomes by which both mean r and mean *L*are caculated, and L is the total length of a complement. D_c and D_t are called arm ratio asymmetry coefficient and length asymmetry coefficient respectively. If the complements concerned have the same basic number, their karyotype asymmetry can be compared by their D_c and D_t values; the greater the D_c and D_t values are, the more asymmetrical the karyotype is. When $D_c = 0$ and $D_t = 0$, the karyotype is theoretical symmetrical one. In other cases, where basic numbers compared are different, we can use $\overline{D}_c$ and $\overline{D}_t$ instead of D_c and D_t:

$$\overline{D}_c = \frac{D_c}{x},$$

$$\overline{D}_t = \frac{D_t}{x}.$$

In investigations on karyotype divergence between populations and chromosome evolution in a group, a plot of two dimensions, D_c and D_t, is easily used to show relationships between any two chromosome complements in respect of karyotype asymmetry. Before making a plot, both D_c and D_t values are standardized becaues D_c values are usually different from D_t in order of magnitude. In this paper, normalization is employed, with the mean being zero and square deviation being 1 of the standardized data set.

Three examples, where karyotype data (arm ratios and relative lengths) were published earlier, are analysed in order to test the validity and sensitivity of the present method. The results are quite satisfactory.

Example 1: Karyotype divergence among populations of *Streptolirion volubile* ssp. *volubile* (Commelinaceae). D_c and D_t values of five populations, one from Beijing, one from Tibet, two from Yunnan, China, and one from Japan, are calculated. Two-dimension plot (Fig.1) shows that the Japanese population is less asymmetrical than the four Chinese populations. Among the Chinese populations, tho two from Yunnan are quite similar to each other in karyotype asymmetry, while they are somewhat different from Beijing and Tibet populations. These results clearly demonstrate that the karyotype di-

vergence among different populations has taken place though they cannot be distinguished by Levan's karyotype formula and Stebbins' 12-type system. Therefore, the present method is valid and sensitive, and is specially useful fin those cases, where karyotype differences between chromosome complements are too small to be recognized by other methods.

Example 2: Homology between *Triticum* and *Aegilops*. The karyotype divergence trend within *Triticum* is distinct in D_t direction (Fig.2), with tetraploid species distributed in the 3rd quadrant and hexaploid in the 2nd quadrant. For *Aegilops*, karyotype divergence trend in D_t is not as obvious as that in D_c direction. It is interesting to note that the investigated chromosome complements of *Aegilops* with C genome are usually separated from those of *Triticum*, while those without C genome but with S or D genome are located within or near *Triticum* distribution area (Fig.2). This result might indicate that C genome of *Aegilops* has not been introduced into *Triticum*, but S and D genomes are closely related to *Triticum* genome constitution.

Example 3: Karyotype evolution in the Taxodiaceae. Karyotype asymmetrization in the Taxodiaceae has taken place in both D_c and D_t directions. (Fig.3) *Cryptomeria fortunei* is characterized by the most symmetrical karyotype among the taxa studied. The karyotypes of *Taxodium* and *Metasequoia* are more asymmetrical than that of *Cryptomeria*. In contrast, *Cunninghamia* and *Taiwania* have the most asymmetrical karyotypes in the family. This trend of karyotype asymmetry divergence coincides with the generally recognized phylogenetic pattern of the family. The conclusion is that karyotype of the Taxodiaceae has evolved from symmetrical to asymmetrical type.

Key words: Karyotype; Arm ratio; Relative length; Asymmetry coefficient; ent ; Quantitative method

摘要 本文提出了一种测定核型不对称性的定量方法。决定核型不对称性的两变量是染色体臂比和相对长度。当核型全部染色体臂比等于 1，且长度彼此相等时，称该核型为理想对称核型。任一实际观测核型与理想对称核型的差异用臂比不对称系数 D_c 和长度不对称系数 D_t 度量。以 D_c 和 D_t 作座标可以绘制二维平面图。不同居群或分类群依其核型不对称性在平面图中有其确切的相对位置，进而反映出其间在细胞学上的关系及核型变异趋势。

关键词 核型；臂比；相对长度；不对称系数；定量方法

核型分析是细胞遗传学、细胞分类学和进化生物学研究中一项常规染色体研究技术。核型对称性的测定与描述是核型分析的重要内容之一，在研究染色体组的起源与进化中占有重要地位。在长期研究实践中，已出现多种描述核型对称性的方法，其中 Levan et al. (1964)的核型公式和 Stebbins (1971)的核型分类系统被广泛引用。

然而，在许多场合，这些方法都显得不够精确，甚至可能导致误解或得出某些似是而非的结论。在物种生物学研究中，常常需要分析核型对称性的确切差异。因此，发展一种能精确反映核型对称性的定量方法实有必要。本文提出计算染色体臂比不对称性和长度

不对称性的公式和作图法，并进行实例分析以证实其实用价值。

不对称系数 D_c 和 D_t 的构造和图示

1. 决定对称性的变量和理想对称核型

核型对称性是由全部染色体的臂比对称性和染色体间长度对称性二者决定的。着丝粒和端粒的位置决定染色体臂比和长度。当两端粒间的距离 l 一定时，臂比唯一地由着丝粒位置决定，即 $r=q/p$（p=短臂长度，q=长臂长度）；当 r 一定时，长度完全由两端粒与着丝粒的相对位置决定，即 $l=p+q$。测定核型对称性必须且只须预先确定 r 和 l。

当染色体组分全部染色体均为中部着丝点类型（M），且长度彼此相等时，我们称该种核型为理想对称核型。显然，理想对称核型在自然界中真实存在的可能性极小。可以想象，真实核型越不对称，它与理想对称核型的臂比对称性和长度对称性差异越大。因此可以通过测定二者之间这两种差异以确定真实核型的不对称性。差异可用绝对值距离（或其他距离）度量。

2. 不对称系数 D_c

理想对称核型的臂比恒为 1。实测臂比的最小值为 1，但没有上界（可为∞），故不能直接计算二者的差值。为此，取实测臂比的倒数$\frac{1}{r}$与 1 之差的绝对值度量单条染色体的臂比不对称性。由于 $1>\frac{1}{r}$，故可省略绝对值符号，即

$$d_c=1-\frac{1}{r}. \tag{1}$$

当倍性 k=1，基数为 x 时，实测核型与其理想对称核型的臂比不对称性距离为

$$D_c(k=1)=\sum_{i=1}^{x}\left(1-\frac{1}{r_i}\right). \tag{2}$$

由于正常染色体组为二倍体或多倍体，即 k≥2，(2)式必须乘以$\frac{1}{k}$才能进行不同倍性间核型对称性的比较。又由于正常染色体组分内同源染色体间臂比（理论上）相等，r 常为 m 个同源染色体的平均值，(2)式还须乘以系数 m。因此由(2)式有

$$D_c=\frac{m}{k}\sum_{i=1}^{\frac{kx}{m}}\left(1-\frac{1}{r_i}\right). \tag{3}$$

(3)式即染色体组分的臂比不对称系数，式中 k=倍性，x=基数，m=测量平均臂比时同源染色体数。

3. 不对称系数 D_t

根据理想对称核型的定义，总长为 L，基数为 x，k=1 的染色体组分内任一条染色体的理论长度为$\frac{L}{x}$。实测长度 l 与$\frac{L}{x}$之差的绝对值定义为该条染色体的长度不对称性，即

$$d_t = (k = 1) = \left| l - \frac{L}{x} \right| \quad (4)$$

基于上述同样的理由，正常染色体组分为二倍体或多倍体，且 l 常是 m 条同源染色体的平均值，故有

$$d_t = \left| l - \frac{mL}{kx} \right| \quad (5)$$

实测核型与理想对称核型染色体长度差异的总和为

$$D_t = \sum_{i=1}^{\frac{kx}{m}} \left| l_i - \frac{mL}{kx} \right| \quad (6)$$

(6)式即长度不对称系数，式中 k，x 和 m 的意义同(3)式，实际工作中一般令 L＝100。

4. 平均不对称系数$\overline{D}_c$和$\overline{D}_t$

只有当各类群染色体基数相等时，才能根据 D_c 和 D_t 值比较类群间核型对称性差异。若基数不相等，D_c 和 D_t 必须除以染色体组分各自的基数后才能进行比较。经平均后的 D_c 和 D_t 分别称为平均不对称系数$\overline{D}_c$和$\overline{D}_t$，有如下关系式:

$$\overline{D}_c = \frac{D_c}{x}; \quad \overline{D}_t = \frac{D_t}{x}。$$

5. D_c 和 D_t 的图示

D_c 和 D_t 是描述核型不对称性的两个统计量。当 $D_c = 0$，$D_t = 0$ 时，即为理想对称核型。二者的值越大，表示核型越不对称。当需要比较不同染色体组分的核型对称性变异时，根据计算结果作图可以直观反映其间的差异与联系，这可以在直角座标系中实现。

由于 D_c 和 D_t 之间数值大小相差悬殊(常为不同数量级)，用这类数据作图会因人而异产生某种程度的扭曲。必须对 D_c 和 D_t 做标准化处理。本文用正规化(阳含熙和卢泽愚 1981)作为标准化处理方法。

作图时 D_c 和 D_t 分别作为直角座标系两轴，染色体组分的 D_c 和 D_t 值即为其在该座标系中的座标。可以验证，经正规化后，$D'_c = \overline{D'}_c$，$D'_t = \overline{D'}_t$ (D'_c，$\overline{D'}_c$，D'_t 和$\overline{D'}_t$ 分别为 D_c，$\overline{D}_c$，D_t 和$\overline{D}_t$ 正规化后的值)。

实例分析

为了检验不对称系数 D_c 和 D_t 对描述不同分类等级的染色体组分核型不对称性变异的有效性和实用价值，本文选用已经发表的三个实例的核型数据进行具体计算与分析，将结果与已有结论进行比较。

实例 1: 鸭跖草科竹叶子亚种 *Streptolirion volubile* ssp. *volubile* (洪德元 1986; Suda and Fedan 1980)若干居群的核型不对称性变异。

根据公式(3)和(6)计算了来自云南，西藏，北京和日本的五个居群的核型($K=2$, $x=5, m=2, L=100$)的 D_c 和 D_t 值，正规化后示于图 1。

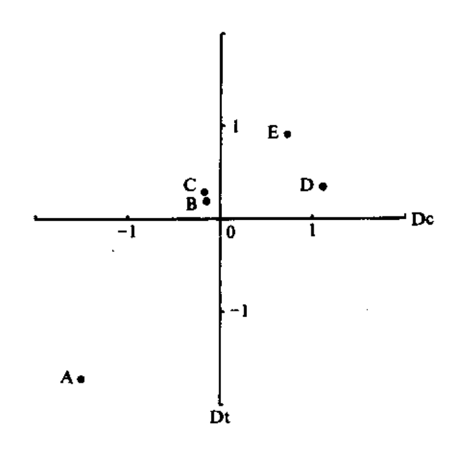


图 1 竹叶子亚种五个居群的核型不对称性比较。A,日本居群；B 和 C,云南居群；D,西藏居群；E,北京居群。

Fig. 1. Comparison of karyotype asymmetry among 5 populations of *Streptoliyion volubile* ssp. *volubile*. A, Japanese population; B, and C, Yunnan populations; D, Tibet population; E, Beijing population.

各居群在图中的分布状况在一定程度上反映出地域差异。云南路南两居群彼此相距很近图 1 二者与北京居群和西藏居群均出现一定程度的差异，这说明三个地区的居群的核型对称性存在着可辩认的微小差别。日本居群与国产居群间的差异较明显，有可能因长期地理隔离而形成。

将各居群核型公式的异同(洪德元 1986; Suda and Fedan, 1980)与其在图 1 中的相对位置比较，本方法对描述核型对称性变异的准确性和灵敏度显得较为明显。云南两居群彼此因第一对染色体臂比仅相差 0.03 而有不同核型公式，这种微小差异完全有可能因误差所致(洪德元 1986)。图 1 中二者相距很近，真实地反映出这点。反之，日本居群与国产居群间确实存在着一定的差异，但前者与云南居群 B(PB83027)却有相同的核型公式。核型公式对核型对称性变异这种似是而非的描述，在一定程度上被本方法克服。

实例 2: 小麦属 *Triticum* (陈瑞阳等 1985)和山羊草属 *Aegilops* (安祝平等 1985)染色体组的同源性。

两属的 $k=2, 4$ 或 $6, x=7, m=2, L=100$。计算结果示于图 2。

小麦属内核型不对称性变异主要发生在长度不对称方向(纵轴)，臂比不对称性变异不明显。两个二倍体种野生一粒小麦(1)和栽培一粒小麦(2)分布在第二象限，六倍体类群除云南小麦(22)外，全部分布在第二象限，四倍体类群全部分布在第三象限。从四倍体类群与六倍体类群间清晰的分布界限，提莫菲维小麦偏向四倍体分布区一隅，以及普通小麦三个种下类群间的差异与其他六倍体种间差异不明显等情况来看，图 2 的结果似乎支持新的小麦分类系统(李德炎 1976)。小麦属各类群核型不对称性变异的这种格局显然与染色体组分析结果是一致的，染色体组构成相同的类群，其核型对称性变异大致局限于相近区域。

与小麦属相比，山羊草属核型对称性变异范围大得多，尽管只做了部分类群的核型分析。这意味着其染色体构成比小麦属复杂，事实正是如此(陈瑞阳等 1985)。有趣的是，凡具有 C 染色体组的类群均与小麦属相距较远，而不含 C 组，但含 S 组或 D 组的类群，如 18、19、20、21 和 23，都与小麦属相距较近或位于其分布区(图 2)。这个结果显然说明小麦属不含山羊草属的 C 组染色体，但后者的 S 组和 C 组可能与小麦属有关，与已有的染色体组研究结果一致。

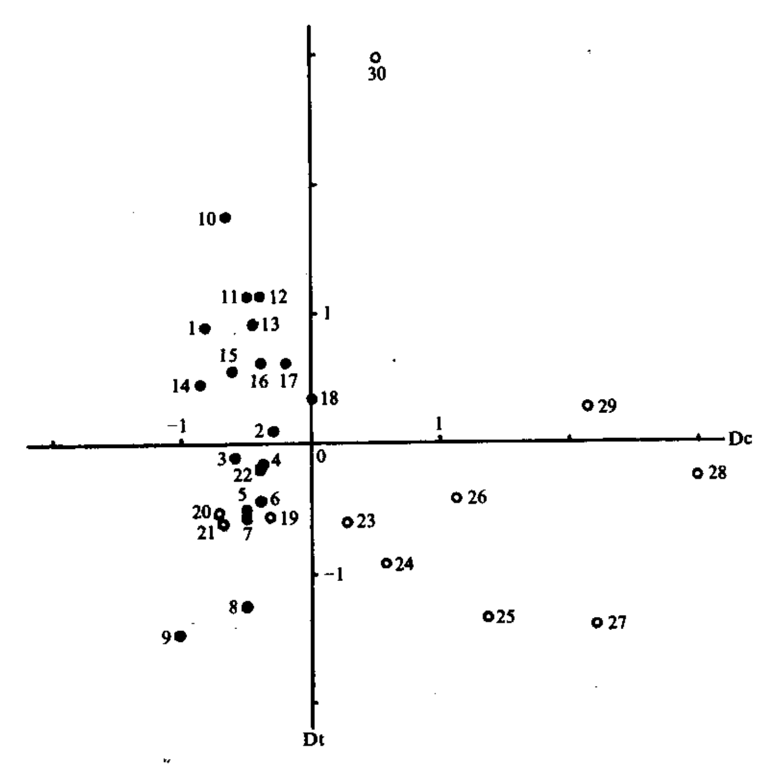


图 2　小麦属(实点)和山羊草属(空心圆)核型不对称性比较。1. 野生一粒小麦；2. 栽培一粒小麦；3. 波斯小麦；4. 波兰小麦；5. 野生二粒小麦；6. 圆锥小麦；7. 栽培二粒小麦；8. 东方小麦；9. 提莫菲维小麦；10. 印度圆粒小麦；11. 斯卑尔托小麦；12. 新疆小麦；13. 西藏半野生小麦；14. 瓦维洛夫小麦；15. 马卡小麦；16. 中国春；17. 密穗小麦；18. 偏凸山羊草；19. 新疆节节麦；20. 拟斯卑尔托山羊草；21. 肥厚山羊草；22. 云南小麦；23. 沙融山羊草；24. 卵圆山羊草；25. 三芒山羊草；26. 柱穗山羊草；27. 欧山羊草；28. 尾状山羊草；29. 钩状山羊草；30. 可兹山羊草。

Fig. 2　Comparison of karyotype asymmetry among species of *Triticum* (solid circles) and *Aegilops* (open circles). 1. *T. boeoticum*; 2. *T. monococcum*; 3. *T. carthlicum*; 4. *T. polonicum*; 5. *T. dicoccoides*; 6. *T. turgidum*; 7. *T. dicoccocum*; 8. *T. turanicum*; 9. *T. timopheevi*; 10. *T. sphaerococcum*; 11. *T. spelta*; 12. *T. petropavlovskyi*; 13. *T. aestivum* ssp. *tibetanum*; 14. *T. vaviLori*; 15. *T. macha*; 16. *T. aestivum* cv. Chinese Spring; 17. *T. compactum*; 18. *A. ventricosa*; 19. *A.*。*squarrosa*; 20. *A. speltoides*; 21. *A. crassa*; 22. *T. aestivum* ssp. *yunnanense*; 23. *A. sharonensis*; 24. *A. ovata*; 25. *A. triaristata*; 26. *A. cylindrica*; 27. *A. biuncialis*; 28. *A. caudata*; 29. *A. triuncialis*; 30. *A. kotschyi*.

实例 3: 杉科 Taxodiaceae 的核型进化。

计算了金松属 *Sciadopitys* (Schlarbaum & Tsuchiya 1976)，柳杉属 *Cryptomeria*(李林初和徐炳声 1984)，水松属 *Glyptostrobus* (李林初 1987)，水杉属 *Metasequoia* (李林初

1986)，落羽杉属 *Taxodium* (李林初 1988)，杉木属 *Cunninghamia*(李林初 1987; 徐炳声和方永鑫 1986)和台湾杉属 *Taiwania*(李林初 1986)七属 12 个分类群(种和变种)的 $\overline{D}c$ 和 $\overline{D}t$ 值。金松属 k = 2, x = 10, m = 1, L = 100; 其他各属 k = 2, x = 11, m = 2, L = 100。结果示于图 3。

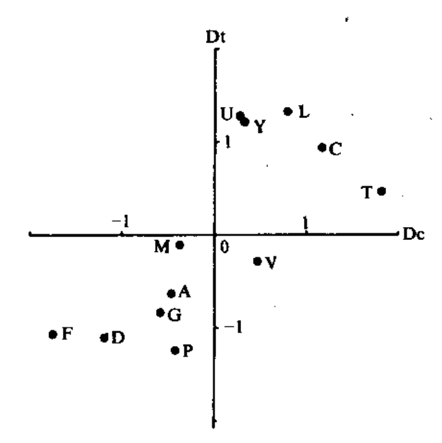


图 3 杉科各类群核型不对称性比较。F,柳杉; P,水松; D,落羽杉; A,池杉; M,墨西哥落羽杉; G,水杉; V,金松; U,德昌杉木; Y,米德杉木; L,杉木; C,台湾杉; T,秃杉。

Fig. 3. Comparison of karyotype asymmetry among several taxa in Taxodiaceae. F, *Cryptomeria fortunei*; P, *Glyptostrobus pensilis*; D, *Taxodium distichum*; A,, *T. ascendens*; M, *T. mucronutum*; G, *Metasequoia glyptostroboides*; V, *Sciadopitys verticillata*; U, *Cunninghamia unicanaliculata*; Y. *C. unicanaliculata* var. *pyramidalis*; L, *C. lanceolata*; C, *Taiwania cryptomerioides*; T, *T. flousiana*.

柳杉属、落羽杉属、水松属和水杉属位于第三象限，其不对称性低于位于第一象限的杉木属和台湾杉属，这与杉科染色体不对称性随类群的进化程度提高而增加的观点(李林初 1989)是一致的。在落羽杉属内，墨西哥落羽杉不对称性程度最高，池杉次之，落羽杉最低，这种不对称性变异式样与该属可能的系统演化式样(李林初 1988)相吻合。水杉与池杉的核型对称性接近。杉木属的德昌杉木与其变种米德杉木极为接近，二者与同属其它种杉木相距较远，进一步说明本方法有较高的准确性和灵敏度。秃杉的长度不对称性低于台湾杉，但其臂比不对称性高于后者。根据 Schlarbaum 和 Tsuchiya (1976)的核型数据，金松属的核型不对称性高于柳杉属、水松属、落羽杉属和水杉属(图 3)，与李林初(1989)的处理结果有较大差异。其原因在于如何确定金松第 10 对(具随体)染色体的臂比，而不在于计算方法本身。

讨 论

从以上实例可以看出，本方法对描述居群间、种间及属间不同类群核型对称性变异都是比较准确而灵敏的。不同类群核型对称性变异趋势在二维图象中一目了然。将这种平面图与排序技术或聚类技术处理后的形态学资料，酶谱资料和地理分布图进行比较，对研究进化过程中各类群在基因，染色体和形态学水平变异的相关性是有帮助的，进而有助于阐明类群的起源和进化的过程与机制。

正规化后 $D'_c=\overline{D}'_c$，$D'_t=\overline{D}'_t$，故基数相等的染色体组分间只须比较其 D_c 和 D_t 值即可。当基数不等时，只能以 $\overline{D}_c$ 和 $\overline{D}_t$ 比较其间的核型对称性差异。对于此类情形，在解释核型对称性与染色体进化趋势间的相关性时，必须十分谨慎。假设一单元起源的若干类群的核型是由对称向不对称进化，当某个具有高度不对称核型的高度进化类群的染色体组内发生了罗伯逊融合，其核型肯定具有较低 D_c 值和或高或低 D_t 值。如果 D_c 和 D_t 同时降低，形成较对称核型，则刚好与其实际进化程度相反。所以，与其他任何定量处理技术一样，本方法的正确运用必须建立在对所研究材料的细胞遗传学的正确理解的基础之上。

确定公式(3)和(6)中的系数 k,x,m 和 L 是应用本方法的前提。染色体组分总长 L(相对长度)是约定的，实际工作中一般定为 100。对一特定染色体组分，倍性 k 和基数 x 是相互制约的两个特征参数，只要确定其一，另一参数亦随之而定。如何确定系数 k 和 x，要视具体类群而定(洪德元 1990)。系数 m 是测量平均臂比和长度时同源染色体数。除了制约于染色体组分的同源(或异源)性质外，m 主要取决于核型测量时是否进行同源配对。对于同源多倍体，可令 $m=k$。对于异源多倍体(如本文中的实例 2)，只能令 $m<2$. 无论是二倍体，同源多倍体或异源多倍体，实际工作中最好令 $m=1$，这样在测定染色体组分的不对称系数时，可以省去核型分析中同源配对的繁锁手续，直接将单个染色体的测量值输入公式(3)和(6)计算。因为省去了同源配对这一中间操作过程，还可提高测定结果的准确性(排除了中间误差)。本文未以 1 代替 m(见公式(2)和(6))，是因为：第一，为使公式保持更一般的形式，便于灵活运用；第二，考虑到目前核型分析中已经形成的进行同源配对的习惯。

不对称系数 D_c 和 D_t 属于距离系数。然而，D_t 不能等同于染色体组分的观测核型与理想对称核型间长度相异性。长度相异性是建立在染色体长度的全面相似性分析基础之上。D_t 的这种特性是由其本身的构造决定的。事实上，理想对称核型的染色体长度等于实测染色体的平均长度，实测值与其平均值的代数和等于零。当两染色体组分的某条对应染色体长度位于平均值两侧，且各自与平均数差值的绝对值相等时，二者可有相等的不对称系数 D_t，但两者的长度表征相异性，或相异系数不等于零。所以，D_t 本质上是一个度量染色体组分染色体长度变异幅度的统计量。D_c 不同于 D_t。当两染色体组分某条对应染色体的臂比不对称性相同时，其臂比肯定相等，故二者的臂比表征相异性，或相异系数等于零。因此，由 D_c 和 D_t 构成的二维图象能够表示核型之间的不对称性差异，但不完全等同于其间的核型表征相异性。

参 考 文 献

[1] 安祝平等，1985：山羊草属核型分析及其与小麦属的进化关系。武汉植物学研究，**3**：313—318。

[2] 李林初，1986：水杉的核型研究。武汉植物学研究，**4**：1—5。

[3] ———，1986：秃杉的细胞学研究。植物分类学报，**24**：376—381。

[4] ———，1987：水松的细胞学研究。广西植物，**7**：101—106。

[5] ———，1987：从杉木看一个新的高等植物核型类型。广西植物，**7**：201—204。

[6] ———，1988：落羽杉属植物的核型及细胞地理学研究。植物分类学报，**26**：371—377。

[7] ———,1989:杉科的细胞分类学和系统演化研究。云南植物研究,**11**:113—131。

[8] 李林初、徐炳声,1984:柳杉(Cryptomeria fortunei)染色体核型的研究。林业科学,**20**:323—326。

[9] 李德炎,1976:小麦育种学。科学出版社,北京。12—27。

[10] 阳含熙、卢泽愚,1981:植物生态学的数量分类方法。科学出版社,北京。31。

[11] 陈瑞阳等,1985:小麦属核型分析和B、G染色体组及4A染色体的起源。武汉植物学研究,**3**:303—312。

[12] 洪德元,1986:中国和日本产竹叶子(亚种)(鸭跖草科)核型的一致性。植物分类学报,**24**:264—267。

[13] 洪德元,1990:植物细胞分类学。科学出版社,北京88-207。

[14] 徐炳声、方永鑫,1986:德昌杉木和米德杉木的胞核学研究。植物学报,**28**:150—155。

[15] Levan, A. et al. 1964: Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas*, **52**: 201—220.

[16] Schlarbaum, S.E., Tsuchiya, T. 1976: Chromosome study of Japanese umbrella pine. *J. Hered.* **67**: 65—67.

[17] Stebbins, G. L. 1971: Chromosomal Evolution in Higher Plants. London. PP. 87—89.

[18] Suda, Y., Fedan, R. B. 1980: The karyotype of Streptolirion volubile Edgeworth (Commelinaceae) from Japan. *Bot. Mag. Tokyo.* **93**: 355—359.